

**DIVERSIDAD DENTAL EN LOS HOMINIDOS DE LA CUEVA
SUPERIOR DE ZHOUKOU DIAN (NORTE DE CHINA) Y SUS
IMPLICANCIAS PARA LA HISTORIA POBLACIONAL DEL ESTE
DE ASIA Y EL POBLAMIENTO TEMPRANO DE LAS AMERICAS**

Miguel E. Delgado-Burbano

PALABRAS CLAVE: Asia Oriental, Homínidos de Zhoukoudian, Variación dental, Sinodonte, Sundadonte, América

RESUMEN: Se comparó la incidencia de 16 rasgos dentales no-métricos en los homínidos de la Cueva Superior de Zhoukoudian (UC) (c. 34-29 Ka-Norte de China) con otras poblaciones del noreste y sudeste de Asia. Contrario a lo sugerido previamente, la morfología dental de UC posee un sorprendente parecido con el patrón sundadonte típico del sudeste de Asia. Gráficos de dispersión usando un análisis de componentes principales (ACP) ubican a UC cerca de otras poblaciones relacionadas con el sudeste de Asia indicando una afinidad sundadonte. Un análisis de distancias biológicas usando la distancia euclidiana al cuadrado (DE) seguida de una prueba de escalamiento multidimensional (MDS) produjo resultados muy similares. Una comparación entre UC y varias muestras sinodontes de las Américas no soporta el concepto de una afinidad cercana, producto de un supuesto origen común. Previos estudios sobre una posible relación entre el Asia Sudoriental y Sudamérica se ven corroborados en este estudio, debido a la notable afinidad existente entre diferentes muestras dentales de Sudamérica, Asia Sudoriental y los homínidos de UC. La afinidad sundadonte de la muestra de Zhoukoudian detectada en este análisis sugiere que las siguientes hipótesis deben reevaluarse: 1) UC se derivan de una antigua población sinodonte en el noreste de Asia. 2) Hace poco más de 30 Ka sundadonte evolucionó hacia sinodonte en el norte de China, Mongolia y/o el sur de Siberia. 3) Existe una continuidad sinodonte desde Zhoukoudian (34. Ka) hasta Dawenkou (6. Ka) en el norte de China. 4) Dado que UC posee características dentales sinodontes, debe presentar una estrecha relación con poblaciones recientes del noreste de Asia y todos

Departamento de Antropología. Universidad del Cauca. Grupos de Investigación ANTROPOS. Museo de Historia Natural. Popayán, Colombia.
e-mail: medelgado@unicauca.edu.co

Correspondencia a: Dr. Miguel E. Delgado-Burbano. Departamento de Antropología. Universidad del Cauca. Grupos de Investigación ANTROPOS. Museo de Historia Natural. Oficina 313. Apartado Aéreo: 1236. Popayán, Colombia. Teléfono: 57-2-8209800 ext. 2618. Fax: 57-2-8209860
e-mail: medelgado@unicauca.edu.co

Recibido 21 Junio 2007; aceptado 28 Diciembre 2007.

los nativos americanos pasados y presentes. Finalmente estos hallazgos contradicen el modelo de evolución local o de continuidad morfológico-regional para la historia poblacional del este de Asia y además sugieren que al menos una parte de los nativos americanos relativamente recientes con afinidad sinodonte, no tienen ninguna relación con la(s) población(es) ancestral(es) sundadonte(s) Australo-Melanesia(s) que pobló el sudeste de Asia y América en el Pleistoceno Tardío. *Rev. Arg. Antrop. Biol.* 9(2): 77-103, 2007.

KEY WORDS: East Asia, Zhoukoudian hominids, Dental variation, Sinodonty, Sundadonty, Americas

ABSTRACT: The incidence of 16 dental non-metric traits in the Zhoukoudian Upper Cave hominids (UC) (c.34-29. Ka- North China), was compared with those from North-East and South-East Asian populations. UC hominids have an overwhelming resemblance with Sundadonty dental pattern typical of South-east Asia, contrary to previous suggestions. Scatterplots using principal component analysis (PCA) place the UC sample near South-east Asian populations indicating typical sundadonty. A Euclidean square distance analysis (ED) followed by multidimensional scaling (MDS) showed results similar to PCA. Comparisons between UC hominids and several sinodonty samples of the Americas do not support a close affinity caused by a supposed common origin. This study confirms the results of previous research about a possible close relationship between South-east Asia and South-America due to the clear affinity between different dental samples of South-America, South-east Asia and UC hominids. The sundadonty affinity for UC sample shown in this analysis suggests that the following hypothesis must be reevaluated: 1) UC is derived from an ancient sinodonty population in North-east Asia. 2) Around 30 Ka, sundadonty evolved into sinodonty in Northern China, Mongolia and/or Southern Siberia. 3) There exists a dental continuity from Zhoukoudian (34. Ka) to Dawenkou (6. Ka) in Northern China. 4) Since UC, have sinodont-like dental traits, it must present a close biological affinity with recent North-east Asian populations and all, past and present native americans. Finally, these findings disagree with a local evolution or regional continuity hypothesis for the population history of East Asia and suggest that some post-middle-Holocene sinodonty Amerind populations do not have any relationship with the ancestral(s) sundadonty Australo-Melanesian(s) population(s) that settled South-east Asia and the Americas in Late Pleistocene. *Rev. Arg. Antrop. Biol.* 9(2): 77-103, 2007.

INTRODUCCION

La historia poblacional del sudeste de Asia ha sido investigada intensivamente durante los últimos años. Aun así el tema continúa siendo altamente controvertido. Dos hipótesis han sido propuestas para el poblamiento inicial de esta región: una denominada “hipótesis de inmigración”¹ y la otra “hipótesis de evolución local o de continuidad morfológico-regional”.

¹ A pesar que la nominación de esta hipótesis como “inmigración” resulta correcta, también podría incorrectamente solo asociarse con la dispersión poblacional. Un término más adecuado para esta hipótesis puede ser “reemplazo-asimilación”. Este escenario propone que una serie de poblaciones del Noreste de Asia a mediados del Holoceno comenzó a desplazarse, producto de la expansión de la agricultura hacia el sudeste, reemplazando a las poblaciones preexistentes en algunas regiones mientras que en otras las asimilaba a su pool genético por medio de altos índices de flujo génico.

La primera sugiere que el sudeste de Asia fue inicialmente ocupado por una población de origen Australo-Melanesio que posteriormente sufrió un substancial mestizaje con inmigrantes del este de Asia debido a la dispersión de la agricultura en el neolítico (Renfrew, 1992; Bellwood, 1996; Cunningham y Wescott, 2002; Matsumura y Hudson, 2005). La segunda propone que los actuales pobladores del sudeste de Asia exhiben una antigua continuidad ininterrumpida por significantes cantidades de flujo génico con poblaciones procedentes del noreste (Turner, 1987; 1990; 2006; Hanihara, 1992; 1994; Pietrusewsky, 1992).

La última hipótesis ha sido fuertemente apoyada por una serie de estudios dentales y circunstancialmente por investigaciones con variantes genéticas y características craneofaciales. Turner (1983; 1986; 1987; 1989; 1990) sugirió que el complejo dental Mongoloide (sensu Hanihara, 1968) a pesar de su manifestación universal en el este de Asia, variaba regionalmente. Es decir, existía una dicotomía poblacional que dividía al sudeste y noreste, respectivamente. El patrón dental del sudeste fue denominado sundadonte en base a que todos los pueblos, tanto de las islas como del interior, comparten un patrón similar de frecuencias dentales, además de la característica geográfica central del área (la plataforma ahora sumergida, denominada Sunda) (Turner, 1990). Este patrón también se extiende hasta Micronesia y Polinesia (Scott y Turner, 1997). Las poblaciones con afinidad sundadonte poseen una morfología dental relativamente generalizada y conservativa cuyos rasgos corresponden a bajas frecuencias de incisivos en pala UI1, doble pala UI1, C6 LM1, C5 LM2 y U-LM1 con tres raíces (Turner, 1990; Lahr, 1995; Scott y Turner, 1997). Por otro lado el patrón dental denominado sinodonte abarca a todas las poblaciones ubicadas en el noreste (a excepción de los Ainu y Jomon de Japón) y a todas las poblaciones nativas del continente americano (Greenberg et al., 1986; Turner, 1986; 1989). Este último se caracteriza por una morfología especializada, compleja e intensificada con altas frecuencias de incisivos en pala UI1, doble pala UI1, UP1 premolar con una raíz, UM1 extensiones del esmalte, UM3 reducido o ausente, LM1 con pliegue acodado, U-LM1 con tres raíces, LM1 C6 y bajas frecuencias de LM2 con 4 cúspides (Turner, 1987; 1990).

La variación dental en el este de Asia fue interpretada como indicativa de una evolución local (Turner, 1987; 1990; 2006). De acuerdo con esto la gente con un patrón dental sundadonte, en una fecha aún no determinada, se dispersó hacia el noreste. Entonces, en el norte de China, Mongolia o el sur de Siberia, los sundadontes evolucionaron en sinodontes alrededor de 30 Ka (Turner et al., 2000; Turner, 2006). Posteriormente hace 13 Ka sinodontes Paleo-Siberianos del Artico cruzaron Beringia hacia al Nuevo Mundo. Más recientemente en nuestra era, sundadontes del sureste asiático colonizaron Polinesia y Micronesia (Scott y Turner, 1997; Turner, 2006). La posición tradicional de estos investigadores desde hace ya más de 20

años, que apoya una profunda continuidad morfológico-regional en el este de Asia, es el hecho de que los homínidos de UC posean características dentales sinodontes (Turner, 1985; 1987; 2006; Scott y Turner, 1997; Turner et al., 2000; Manabe et al., 2003). Esta suposición sugiere a su vez cuatro postulados de importancia. 1) Los homínidos de UC se derivan de una antigua población sinodonte en el noreste de Asia. 2) Hace 30 Ka los sindadontes evolucionaron en sinodontes en el norte de China, Mongolia y/o el sur de Siberia. 3) Existe una continuidad del patrón dental sinodonte desde Zhoukoudian (34. Ka) hasta Dawenkou (6. Ka) en el norte de China. 4) Dado que UC posee características dentales sinodontes debe poseer una estrecha relación con poblaciones recientes del noreste de Asia y todos los nativos americanos pasados y presentes.

Por otro lado, algunas investigaciones han sugerido la importancia de los homínidos de Zhoukoudian para una mejor comprensión del poblamiento de las Américas (Turner, 1985; 2006; Neves y Pucciarelli, 1991; 1998; Lahr, 1995; Scott y Turner, 1997; Turner et al., 2000). Particularmente, Neves y Pucciarelli (1998) encontraron que el miembro 101 de UC posee alguna relación con los paleoamericanos y Australo-Melanesios planteando la posibilidad que descienda de la misma población sud-asiática antecesora. En esta misma dirección Lahr (1995) encontró estrechas relaciones entre los miembros 101-103 y muestras de Tierra del Fuego-Patagonia. Con base en estos resultados los primeros autores propusieron que grupos muy similares a los que actualmente ocupan gran parte del sudeste de Asia y Australia en algún momento de su historia poblaron todo el este de Asia y se desplazaron hacia las Américas antes del proceso de Mongolización/Sinodontificación ocurrido en el noreste de Asia en el neolítico (Neves y Pucciarelli, 1989; Neves et al., 2003; Pucciarelli et al., 2003).

Las afinidades poblacionales de UC han generado grandes controversias con respecto al poblamiento Pleistocénico de Asia Oriental y de América. Aún así, muy pocas investigaciones han intentado abordar esta cuestión sistemáticamente, desde la variación dental no-métrica en contraposición a la perspectiva craneofacial investigada ampliamente (Kamminga y Wright, 1988; Brace y Tracer, 1992; Brown, 1992; 1998; 1999; Wright, 1995; Cornell y Jantz, 1997; Neves y Pucciarelli, 1998; Cunningham y Wescott, 2002; Cunningham y Jantz, 2003). Igualmente aparte de los estudios craneanos llevados a cabo por Lahr (1995) y Neves y Pucciarelli (1998) ninguna otra investigación, empleando un tipo diferente de caracteres ha intentado corroborar o descartar la relación entre UC y grupos americanos. Con esto en mente, el objetivo de la presente comunicación fue comparar a los tres miembros de UC con varias muestras dentales del sudeste, noreste de Asia y las Américas para una mejor comprensión de su papel en la historia poblacional del este de Asia y la colonización temprana de América.

MATERIAL Y METODOS

Los materiales usados en esta investigación corresponden a un total de 38 muestras de poblaciones prehistóricas y recientes del este de Asia (noreste y sudeste) y las Américas. Se obtuvieron datos de los tres especímenes de la Cueva Superior de Zhoukoudian (34-10 Ka) en el norte de China (Turner et al., 2000). Así como del grupo Dawenkou del neolítico (6-4.5. Ka) procedente de la misma región (Manabe et al., 2003). También se obtuvieron datos de dieciocho muestras del sudeste de Asia (Taiwán prehistórico; Filipinas; Archipiélago Malayo temprano; sudeste de Asia reciente; Tailandia reciente; Burma; Nepal; Indo-malasia reciente; sudeste de Asia continental temprano; archipiélago Malayo oriental) al igual que del noreste (Siberia nororiental; Amur; Lago Baikal; China-Mongolia; Japón reciente; Jomon; Hong-Kong; sur de China) investigadas por Turner (1987). Dada la importancia de este análisis para el poblamiento temprano de las Américas, también se incluyeron seis series dentales de norte y sudamérica (Paleoindios, Esquimales, Aleutianos, Gran costa nor-occidental de Norteamérica, indios norteamericanos y sudamericanos) registradas previamente por Turner (1985) y doce muestras de poblaciones prehispánicas de los Andes sudcentrales de Sudamérica (Perú y Chile) analizadas por Sutter (2005) y ubicadas cronológicamente entre 3 y 1 Ka (Chiribaya Alta, San Jerónimo, La Yaral, Ilo precerámico, Alto Ramírez, Azapa-140, Azapa-6, Azapa-71, Azapa-8, Playa Millar-4, Playa Millar-7, Chinchorro). Todas las frecuencias dentales fueron obtenidas de referencias publicadas, a excepción de UC cuyos datos fueron proporcionados por el Dr Y. Manabe (Universidad de Nagasaki, Japón) de su estudio original (Turner et al., 2000). Dieciséis rasgos de la corona y la raíz fueron utilizados en los análisis de acuerdo con el sistema de antropología dental de la Universidad Estatal de Arizona (ASUDAS) a excepción del grupo Dawenkou, que fue comparado usando 14 rasgos. Así mismo, UC y todas las poblaciones americanas fueron comparadas en base a 13 caracteres.

Para investigar las afinidades intergrupales se utilizó un análisis factorial de Componentes Principales (ACP). Varios estudios recientes han empleado ACP para valorar afinidades poblacionales, usando rasgos dentales discontinuos con excelentes resultados (Coppa et al., 2001; Stringer, 2002; Cucina et al., 2003; Irish y Guatelli-Steinberg, 2003; Delgado-Burbano, 2007). De hecho, Irish y Guatelli-Steinberg (2003) y Coppa et al. (2007) compararon detalladamente ACP con estadísticos de distancia como MMD y mostraron una total correspondencia. Estos resultados sugieren la eficiencia del ACP en los estudios de afinidades poblacionales. El criterio principal para utilizar este método aquí es que las correlaciones que son

computadas entre las variables originales y los componentes, identifican aquellos rasgos que son más responsables de la variación entre muestras (Irish y Guatelli-Steinberg, 2003). Sólo los componentes con un autovalor más alto que 1.0 fueron tenidos en cuenta (normalidad de Kaiser). Aquellos pesos con un coeficiente de correlación más alto que 0.6 fueron considerados significantes, siguiendo las sugerencias de A. Coppa. Las relaciones entre poblaciones basadas en los dos primeros componentes, los cuales poseen la mayor cantidad de varianza, fueron enviadas a la grafica de aglomeración en dos dimensiones para discernir relaciones entre poblaciones. Los porcentajes poblacionales fueron ordenados vía gráficos de dispersión. Adicionalmente se empleó la distancia euclidiana al cuadrado (DE) para obtener información sobre distancias poblacionales. Posteriormente un escalamiento multidimensional (MDS) basado en la matriz de distancias, fue conducido para expresar afinidad inter-poblacional en dos dimensiones. El estudio estadístico se realizó a través del programa SPSS en su versión 14, en el Grupo de Investigación Antropos del Departamento de Antropología de la Universidad del Cauca en Popayán, Colombia.

RESULTADOS

En la Tabla 1 se presentan las frecuencias de los 16 rasgos para cada muestra asiática investigada. En la Tabla 2 se muestra la matriz de distancia euclidiana entre 20 poblaciones del este de Asia basada en las frecuencias de 16 rasgos coronales y de la raíz. En la Tabla 3 se presenta la diferencia y/o similitud de UC con los dos patrones sinodonte y sundadonte según los datos presentados por Turner et al. (2000). Respecto a los rasgos más representativos entre muestras, el ACP arrojó resultados interesantes que son presentados en la Tabla 4. Este análisis produjo dos componentes, los cuales dan cuenta del 47,9% de la variación total. De acuerdo con esto los rasgos con pesos positivos mayores a 0.6 en el primer componente (30,5% de la varianza total) exhiben altas frecuencias en los grupos del noreste de Asia investigados aquí. Los rasgos winging (UI1), pala (UI1), doble pala (UI1), extensión del esmalte (UM1) y ausencia congénita o reducción del UM3, caracterizan a las muestras sinodontes (sensu Turner, 1987; 1990). La Tabla 1 confirma este resultado al sugerir que las poblaciones sinodontes del noreste de Asia poseen las frecuencias más altas de estos cinco rasgos. Por otro lado, en este componente se identificó un rasgo con un peso significativo pero esta vez negativo. Este rasgo patrón de surcos en Y (LM2) posee frecuencias mucho mayores en las muestras del sudeste de Asia y los homínidos de Zhoukoudian (Tabla 1). El mismo es considerado plesiomórfico dado que presenta altas frecuencias en homínidos del Plio-Pleistoceno (Stringer et al., 1997; Irish, 1998;

VARIACION DENTAL EN LOS HOMINIDOS DE ZHOUKOU DIAN

Irish y Guatelli-Steinberg, 2003), en grandes monos (Gorila, Chimpancé y Orangutan) y otros homínidos (Uchida, 1992; Irish, 1998) y en los humanos anatómicamente modernos del África Sub-Sahariana y sus derivados americanos (Irish, 1997; Delgado-Burbano, 2007). Su alta incidencia en UC y otras poblaciones del sudeste de Asia no es sorprendente, dado que se derivan de la(s) primera(s) población(es) humana(s) moderna(s) o sus descendientes que migraron desde el sud-oriental de África hasta Asia y Oceanía, hace más de 120 Ka ([modelo coasting-out-of-Africa] Stringer, 2000).

Tabla 1
Frecuencias de los 16 rasgos usados y sus dicotomías de acuerdo con ASUDAS en la dentición maxilar y mandibular permanente

Rasgo	Dicotomía ¹	ÚC	NS	AM	BK	CM	RJ	JO	HK	SCP	PT	PH	EM	SEA	RT	BU	NE	RI	ERM	ESM	DK
Winging UI1	1/1-4	0.0	28.0	47.2	35.3	24.9	21.9	19.9	23.1	34.3	20.0	13.7	29.2	37.5	28.9	18.2	22.2	16.1	13.0	0.0	-
Pala UI1	3-7/0-7	-	61.4	68.7	92.3	84	66.0	25.7	63.8	74.4	59.1	42.7	32.3	46.2	37	13.3	20.0	24.4	29.6	8.3	87.5
D.Pala UI1	2-6/0-6	0.0	25.0	44.5	50.0	30.0	19.5	1.4	28.5	24.2	0.0	17.2	10.0	28.5	9.0	0.0	9.1	11.1	28.4	0.0	58.3
S.Interrupción UI2	1/0-1	0.0	53.7	29.6	35.7	46.7	44.5	64.6	42.8	27.3	53.3	27.8	43.8	31.3	30.5	4.0	22.2	28.8	32.1	30.8	37.5
T.Dental UI2	1-9/0-9	0.0	32.8	11.1	25.0	19.1	15.5	23.9	19.1	11.4	14.3	22.4	27.4	23.5	19.5	11.5	22.2	28.1	32.1	23.1	-
Cresta M UC	1-3/0-3	-	0.0	11.1	6.3	2.4	3.0	2.2	3.0	3.6	0.0	2.6	2.5	2.6	7.7	6.0	0.0	6.1	9.7	6.3	20.0
CDA UC	2-5/0-5	-	54.5	53.9	33.3	66.4	57.9	69.3	54.6	80.7	42.9	61.5	56.8	41.2	47.4	62.6	66.7	71.8	50.8	88.9	50.0
Hipocono UM2	2-5/0-5	33.3	76.1	82.7	100	90.4	86.5	82.0	90.3	86	85.2	83.7	93.1	83.7	89.8	94.7	86.2	91.2	89.1	86.2	97.1
C5 UM1	1-5/0-5	33.3	3.2	21.4	66.7	28.1	19.7	31.5	21.7	16.1	22.2	27.0	37.1	13.5	28.7	33.3	32.0	36.2	24.4	45.5	11.1
Carabelli UM1	2-7/0-7	33.3	18.4	26.6	30.0	30.5	31.2	8.3	37.6	25.3	33.3	37.0	37.1	41.9	10.2	30.1	26.0	46.4	23.0	50.0	25.0
Parastilo UM3	1-5/0-5	0.0	1.0	0.0	13.3	9.2	1.7	5.3	3.4	4.4	0.0	1.0	4.9	4.1	7.0	0.0	7.7	6.7	6.5	0.0	0.0
Ex.Esmalte UM1	2-3/0-3	33.3	48.5	51.2	18.7	51.4	54.6	9.7	55.6	59.8	50.0	40.4	25.6	40.5	38.5	36.5	27.2	36.6	18.4	35.5	69.6
1 Raíz UPI	1/1-3	66.6	91.3	98.1	80.0	77.1	75.5	75.5	61.9	67.3	81.8	67.8	54.5	66.4	66.1	65.9	61.6	53.8	67.7	53.3	77.4
Ausencia P/R UM3	PRC/PRC-Normal	0.0	21.9	42.8	15.6	52.9	42.1	13.0	37.4	25	14.3	22.8	14.4	12.8	18.4	17.6	30.0	25.4	0.0	25.0	52.4
Variación CL LP2	2-3/0-3	33.3	40.9	71.8	72.7	81.1	66	63.6	66.4	77.7	79.2	66.2	76.5	61.5	63.9	44	61.5	78.5	85.7	71.4	95.5
Patrón Surcos LM2	Y/+_X.Y	33.3	20.2	16.1	4.8	6.5	13.1	32.1	7.5	12.5	10.5	13.0	17.1	15.7	19.3	6.1	23.3	18.3	19.4	20.0	0.0

¹Las dicotomías reportan el grado mínimo de expresión para que un rasgo sea considerado presente respecto a los demás grados considerados en el sistema ASUDAS. Por ejemplo, 3-7/0-7 indica que de una escala de 0 a 7 el rasgo es considerado presente si posee un grado de 3 o mayor. Abreviaturas: UC: Zhoukoudian; NS: Siberia nororiental; AM: Amur; BK: Lago Baikal; CM: China-Mongolia; RJ: Japón reciente; JO: Jomon; HK: Hong-Kong; SCP: Sur de China; PT: Taiwán prehistórico; PH: Filipinas; EM: Archipiélago Malayo temprano; SEA: Sudeste de Asia reciente; RT: Tailandia reciente; BU: Burma; NE: Nepal; RI: Indo-malasia reciente; ERM: Sudeste de Asia continental temprano; ESM: Archipiélago Malayo oriental; DK: Dawenkou (China). D.Pala: doble pala; S.Interrupción: surcos de interrupción; T.Dental: tubérculo dental; Cresta M: cresta mesial del canino; Ex.Esmalte: extensiones del esmalte; Ausencia P/R: ausencia, reducido o en clavija; Variación CL: variación de la cúspide lingual.

Tabla 2

Matriz de distancias entre 20 poblaciones del este de Asia según la DE al cuadrado basada en 16 rasgos dentales no-métricos

	UC	NS	AM	BK	CM	RJ	JO	HK	SCP	PT	PH	EM	SEA	RT	BU	NE	RI	ERM	ESM	DK
U.C	,000																			
NS	6,734	,000																		
AM	5,456	1,503	,000																	
BK	6,893	4,638	2,485	,000																
CM	7,162	2,177	,717	2,322	,000															
RJ	6,153	1,339	,715	2,962	,243	,000														
JO	7,948	3,245	4,314	3,653	3,582	3,292	,000													
HK	7,026	2,047	1,036	2,577	,304	,226	4,108	,000												
SCP	6,035	2,227	,924	3,020	,739	,563	4,281	,537	,000											
PT	5,657	1,973	2,225	3,583	1,565	1,018	2,230	1,424	1,180	,000										
PH	4,658	2,266	,990	1,835	,717	,519	3,132	,521	,519	,866	,000									
EM	6,555	3,904	2,919	1,781	1,681	1,682	2,006	1,472	1,758	1,217	,772	,000								
SEA	5,320	1,852	1,149	2,257	1,208	,872	3,671	,673	,699	1,262	,363	1,244	,000							
RT	5,778	2,344	1,750	2,244	1,357	1,099	1,949	1,414	,918	1,097	,758	1,066	1,388	,000						
BU	5,408	4,997	3,643	3,710	3,641	3,014	5,742	3,148	2,787	3,125	1,747	2,857	2,708	1,897	,000					
NP	5,026	3,146	1,635	1,885	1,119	1,068	2,476	1,263	1,276	1,698	,496	,804	1,252	,548	1,680	,000				
RI	5,516	4,169	2,317	2,125	1,249	1,282	3,515	1,001	1,198	1,525	,429	,394	,997	1,257	2,309	,539	,000			
ERM	6,921	3,916	2,624	1,754	2,587	2,732	2,422	2,626	1,903	1,998	1,436	1,065	1,382	1,374	3,865	1,656	1,682	,000		
ESM	4,908	4,794	3,125	2,617	1,886	1,745	3,562	1,593	2,012	1,695	,794	,579	1,691	1,700	2,293	,817	,232	2,540	,000	
DK	9,357	2,919	,898	3,605	,784	1,101	6,215	,866	,793	2,935	1,691	3,408	1,700	2,553	5,093	2,734	2,668	3,260	3,925	,000

Abreviaturas: AM: Amur; BK: Lago Baikal; BU: Burma; CM: China-Mongolia; DK: Dawenkou (China); EM: Archipiélago Malayo temprano; ERM: Sudeste de Asia continental temprano; ESM: Archipiélago Malayo oriental; HK: Hong-Kong; JO: Jomon; NE: Nepal; NS: Siberia nororiental; PH: Filipinas; PT: Taiwán prehistórico; RI: Indo-malasia reciente; RJ: Japón reciente; RT: Tailandia reciente; SCP: Sur de China; SEA: Sudeste de Asia reciente; UC: Zhoukoudian.

Tabla 3

Similitud de UC con los dos patrones dentales del este de Asia

Sinodonte	Zhoukoudian UC 101, 102, 103	Sundadonte	Zhoukoudian UC 101, 102, 103
Pala UI1 +	*	Pala UI1 -	*
Doble Pala UI1 +	0	Doble Pala UI1 -	0
Una raíz UP1 +	+	Sexta cúspide LM1-	*
UM1 Ext. del Esmalte +	+	Quinta cúspide LM2-	*
UM3 M-P-R ¹	0	Tres raíces U-LM1 -	*
Pliegue acodado LM1 +	*		
Tres raíces LM1 +	*		
Sexta cúspide LM1+	*		
Cuarta cúspide LM2 -	*		

+ = altas frecuencias; - = bajas frecuencias; ¹ = primer molar superior reducido en clavija o ausente; 0 = ausencia del carácter; * = datos no disponibles en UC según Turner et al. (2000).

Tabla 4

Scores de los pesos de los factores para el análisis de componentes principales entre variables

Rasgo	Contribución de los componentes	
	Componente 1	Componente 2
Winging UI1	0.666	0.100
Pala UI1	0.804	-0.216
Doble Pala UI1	0.870	0.073
Surcos de Interrupción UI2	0.382	0.271
Tubérculo Dental UI2	0.105	0.729
Cresta Mesial UC	0.433	-0.081
Cresta Distal Accesorio UC	-0.413	-0.081
Hipocono UM2	0.543	0.639
Cúspide 5 UM1	-0.323	0.588
Carabelli UM1	-0.159	0.051
Parastilo UM3	0.114	0.775
Extensión del Esmalte UM1	0.611	-0.616
Raíz UP1	0.574	-0.352
Ausencia UM3	0.686	-0.181
Variación Cúspide Lingual LP2	0.577	0.445
Patrón Cúspideo LM2	-0.759	-0.095
Valor Propio	4.891	2.785
Varianza (%)	30.570	17.407
Varianza Acumulada (%)	30.570	47.977

Los valores en negrita reportan coeficientes de correlación mayores a 0.6 positivos.

Los valores en negrita y subrayados reportan coeficientes de correlación mayores a 0.6 negativos.

El segundo componente (17,4% de la varianza total) se caracteriza por cuatro rasgos con pesos significantes. Los tres primeros (tubérculo dental UI2, hipocono UM1 y parastilo UM3) poseen pesos positivos y de acuerdo con la Tabla 1 exhiben frecuencias más altas en el sudeste de Asia aunque existen algunas excepciones (ver Lago Baikal). De acuerdo con este análisis las frecuencias más altas se presentan con mayor insistencia en el sudeste de Asia. El cuarto rasgo (extensiones del esmalte UM1) se caracteriza por poseer un peso negativo significativo, que difiere de los tres anteriores por poseer frecuencias mucho mayores en el noreste de Asia y es uno de los rasgos que diferencian a los sinodontes de los sundadontes.

La Tabla 5 presenta los pesos para todas las poblaciones analizadas. Aquellas con afinidad sundadonte poseen coeficientes negativos en el primer componente, produciendo una clara diferenciación (ver valores en negrita). La variación en el segundo componente es más complicada de explicar debido, entre otras cosas, a la poca cantidad de varianza explicada. Por el contrario las poblaciones sinodontes poseen coeficientes positivos en el primer componente. Dado que el CP1 es el

que produce la diferenciación entre el sudeste y el noreste de Asia y a su vez es el que expresa la mayor cantidad de varianza (30,5%) este resultado posee mayor sustento estadístico. En la Figura 1 se presenta el ACP comparando a UC, Dawenkou y otras 19 poblaciones del sudeste y noreste de Asia. Este análisis permitió observar dos componentes que dan cuenta del 47,9% del total de la varianza. Se observa claramente que el análisis produjo una dicotomía poblacional entre las regiones del sudeste (izquierda de la figura y valores negativos) y noreste (derecha de la figura y valores positivos), lo que está completamente de acuerdo con la división sundadonte vs. sinodonte desde una perspectiva dental. UC posee un valor negativo, al igual que los otros grupos sundadontes, aunque mayor a todas las demás poblaciones sundadontes modernas por lo cual, aparece como un grupo aislado en la esquina inferior izquierda de la figura.

Tabla 5

Scores de los factores para el análisis de componentes principales entre poblaciones

Poblaciones	Componente 1	Componente 2
Homínidos Upper Cave	-2.209	-0.234
N.E Siberia	0.275	-0.837
Amur 1.326		-1.223
Lago Baikal	1.010	2.073
N. China-Mongolia	1.083	0.268
Jomon	-0.949	0.737
Hong Kong P	0.559	-0.184
S China P	0.472	-0.671
Taiwan Prehistórico	0.183	-0.522
Tailandia Reciente P	-0.213	0.214
Nepal	-0.812	0.607
Archipiélago Malayo Oriental	-1.335	0.347
Japón Reciente	0.497	-0.736
Filipinas	-0.316	-0.170
Mainland temprano (SeA)	-0.430	1.261
Sudeste de Asia reciente	0.130	0.034
Burma	-0.788	-0.526
Indomalasia reciente	-0.572	1.044
Archipiélago Malayo Temprano	-0.269	1.242
Dawenkou Neolítico China	2.245	-0.724

Valores en negrita en el CP1 reportan coeficientes de correlación negativos los cuales caracterizan a todas las poblaciones de afinidad sundadonte (sensu Turner, 1987) a excepción de Taiwán prehistórico y sudeste de Asia reciente (ver texto para la explicación).

VARIACION DENTAL EN LOS HOMINIDOS DE ZHOUKOUDIAN

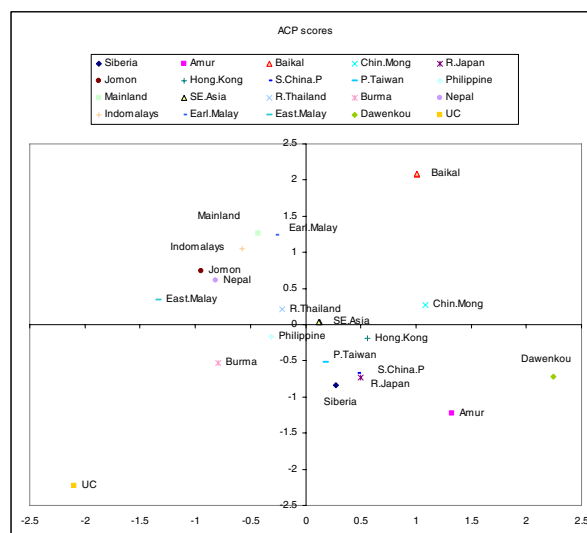


Figura1

Grafico de dispersión de los dos primeros componentes basado en frecuencias de 20 series dentales del este y sudeste de Asia incluyendo los homínidos de Upper Cave y Dawenkou del Neolítico en el norte de China. Da cuenta del 47,9% de la varianza total (30,5% a lo largo del eje-X y 17,4 a lo largo del eje-Y).

Desde otro punto de vista, el análisis de distancia euclidiana al cuadrado seguida de un escalamiento multidimensional (Tabla 2, Figura 2) muestra patrones bastante similares al ACP previo. La primera dimensión fue capaz de separar aquellas poblaciones que exhiben afinidad sinodonte y sundadonte. En contraste, la segunda dimensión muestra alguna diferenciación entre sundadontes recientes y prehistóricos indicando la presencia de efectos microevolutivos. En la primera dimensión, sundadontes del sudeste de Asia y UC, se ubicaron en una dirección positiva, mientras que los sinodontes incluyendo Dawenkou, se ubicaron en el rango de los valores negativos medianos y pequeños. Algunas muestras sundadontes presentan ahora una afinidad sinodonte (ver Taiwán prehistórico). Basicamente los dos tipos de análisis exhiben los mismos patrones de diferenciación poblacional en Asia. Los dos métodos muestran que UC se aleja de las poblaciones recientes y prehistóricas del sudeste de Asia pero sin perder su estatus de sundadonte. Estos resultados confirman que los miembros de Zhoukoudian no pueden seguir siendo postulados ni como sinodontes ni como algunos de los ancestros de los grupos que produjeron la “sinodontificación” en el este de Asia. Además UC no representa los ancestros de los grupos asiáticos que entraron al Nuevo Mundo en el Holoceno temprano, o al menos no de aquellos con una afinidad sinodonte.

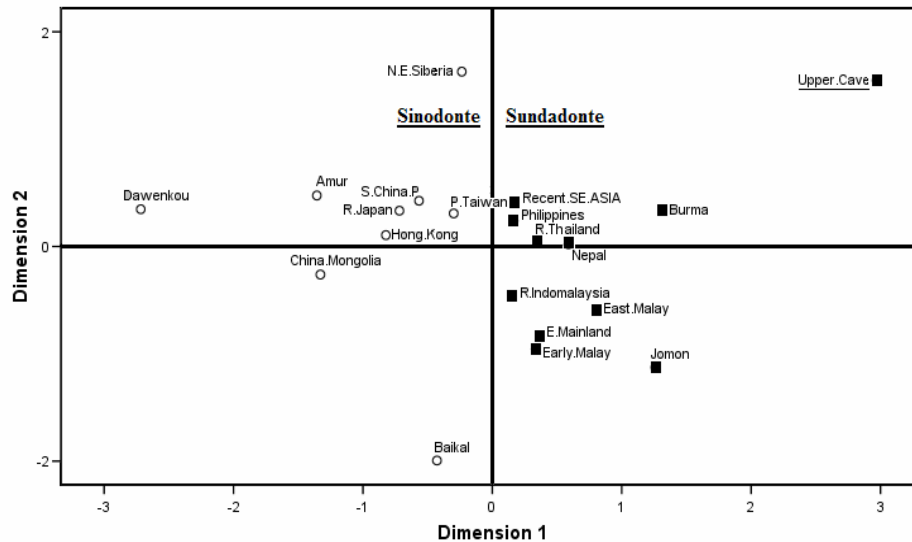
**Figura2**

Grafico de dispersión en dos dimensiones, basado en la matriz de distancia euclidiana al cuadrado después de un escalamiento multidimensional, usando frecuencias de 20 series dentales del este y sudeste de Asia, incluyendo a los homínidos de Upper Cave y Dawenkou del neolítico del norte de China.

La Figura 3 muestra como UC se une a grupos afines con el sudeste de Asia como Jomon y Burma. De manera interesante Brown (1999:115) detectó la misma relación entre UC (101) y Jomon, esta vez usando caracteres craneofaciales métricos. Los Jomon, como ha sido reiterativamente mostrado por estudios dentales y craneales (Dodo et al., 1992; Manabe et al., 2002), son descendientes de la(s) población(es) asiática(s) sud-oriental(es) antecesora(s). Si bien existe una notable diferenciación entre el noreste y sudeste de Asia desde una perspectiva dental, la muestra sudeste de Asia reciente (S.E.ASIA) es bastante cercana a los grupos sinodontes, sugiriendo un proceso de “sinodontificación” producto de flujo génico con mongoloides típicos. Este hallazgo también ha sido revelado por Manabe et al. (2003) mediante un análisis de MMD. El estudio original de Turner (1987) muestra que estas dos poblaciones poseen una clara afinidad con los grupos sundadontes. Resumiendo, el ACP sugiere que aquellos rasgos con pesos significantes y positivos en el primer componente, caracterizan perfectamente a los grupos sinodontes del noreste de Asia. Estos mismos rasgos son más complejos, intensificados y derivados. Por otro lado, en el segundo componente aquellos rasgos con pesos positivos caracterizan a los sundadontes del sudeste de Asia, los cuales son variantes

plesiomorfos, simples y conservativos. Evidentemente, existen excepciones al interior de los componentes (ver coeficientes de los rasgos patrón de cúspide LM2 en el CP1 y extensiones del esmalte UM3 en el CP2). Sin embargo, este análisis ha mostrado que la previa hipótesis de la prominente diferenciación dental en Asia es un hecho real, aunque con fluctuaciones mayores a las detectadas en los estudios originales (Turner, 1987; 1990; 2006).

Adicionalmente se realizó una comparación entre las anteriores poblaciones del este de Asia incluyendo a UC y Dawenkou con varias muestras de las Américas (datos no mostrados). La Figura 3 muestra que cuando se comparan muestras recientes de Asia y América aún se conserva la división sinodonte-sundadonte y que la mayoría de poblaciones americanas, incluyendo los Paleoindios, poseen una afinidad sinodonte. Un análisis previo (Sutter, 2005) planteó la posibilidad de una afinidad sundadonte para algunos grupos prehispánicos de los Andes Sud-Centrales. El ACP llevado a cabo aquí y representado en la Figura 3, soporta totalmente esta hipótesis y sugiere que parte de las muestras analizadas por Sutter (2005) no comparten el patrón sinodonte. Por el contrario, estas poblaciones poseen una cercana afinidad con los grupos del sudeste de Asia y UC. De hecho, los grupos andinos prehispánicos son los más cercanos a la muestra de Zhoukoudian. Esto puede sugerir que UC sería uno de los ancestros de aquellos grupos americanos que aún conservan la morfología primitiva (i.e. paleoamericana-sundadonte). Igualmente es necesario aclarar que si bien este análisis detectó una relación cercana entre UC y los Andes Sud-Centrales y varios grupos sundadontes cuyo soporte estadístico está dado por el alto valor de la varianza de CP1 y los rasgos dentales en el incluidos, es preciso notar que también existe una débil relación con los sinodontes tal y como lo sugiere el CP2, con menor varianza explicada.

DISCUSION

Variación dental en los homínidos de Zhoukoudian y la historia poblacional de Asia Oriental

La forma y el tiempo del poblamiento del este de Asia han revelado patrones complejos de dispersión y colonización, en donde gran cantidad de evidencia se ha generado para apoyar un amplio cuerpo de hipótesis. Al interior de esta discusión, la muestra de Zhoukoudian al igual que otras muestras de humanos modernos tempranos como Liujiang, Minatogawa y Baoji M7 han jugado un rol preponderante. Su importancia radica en que su variación resulta clave para explicar la continuidad

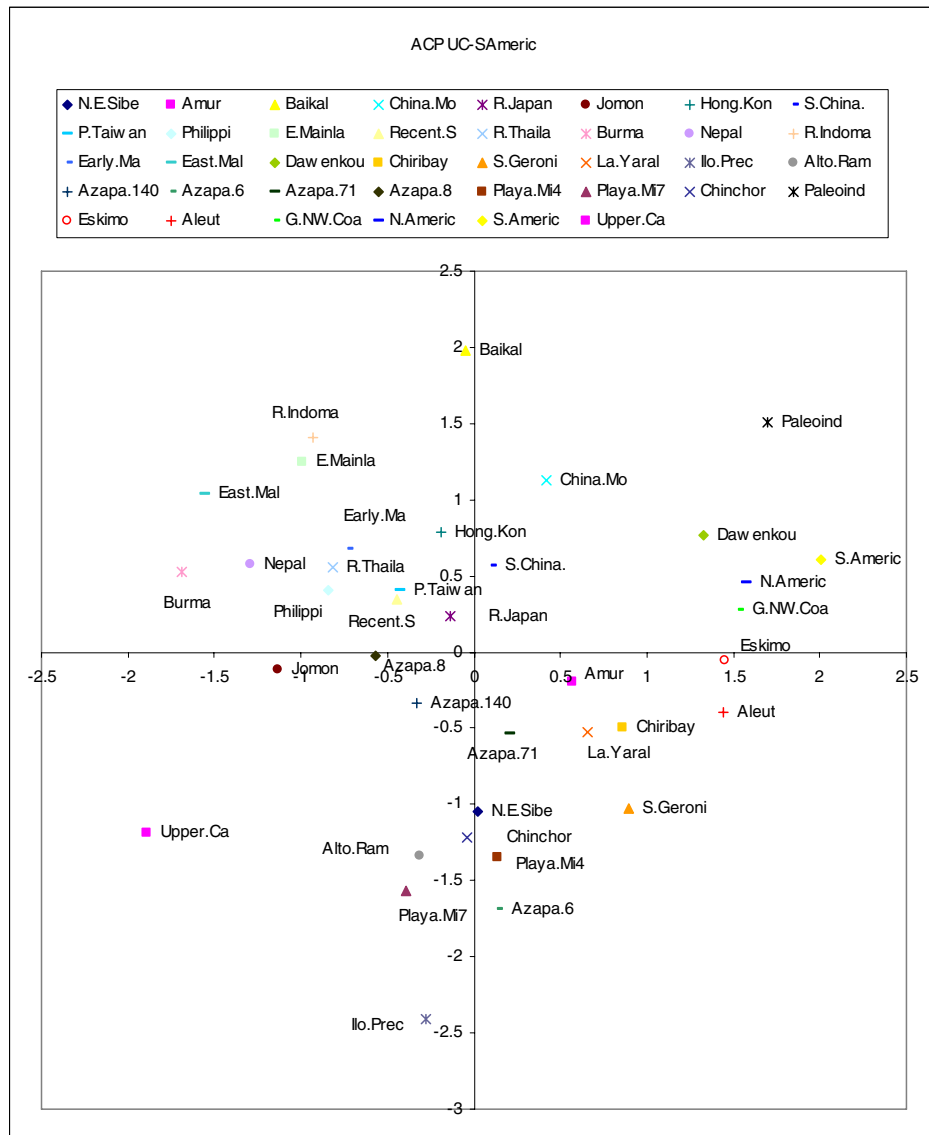
**Figura 3**

Grafico de dispersión de los dos primeros componentes basado en frecuencias de 38 series dentales del este de Asia y las Américas. Da cuenta del 40% de la varianza total (23,1% a lo largo del eje-x y 16,4% a lo largo del eje-y).

o discontinuidad de patrones morfológicos a través del tiempo. De acuerdo con la extensa investigación de C.G. Turner II y colegas (Turner, 1985; 1987; 1990; 2006; Scott y Turner, 1997; Turner et al., 2000; Manabe et al., 2003) la variación dental (pasada y presente) vista en el sudeste y noreste de Asia, sugiere una profunda continuidad evolutiva. El argumento central a favor de su hipótesis de evolución local es la sugerencia de que UC posee claras afinidades con el patrón dental del noreste de Asia. Entonces, el hecho de que el patrón dental sinodonte esté presente en el este de Asia desde hace 30 Ka (muestra de Zhoukoudian) hasta el presente, debe ser evidencia de una larga continuidad regional producto de una evolución local. Hasta hace poco no existía evidencia fidedigna entre 30 Ka y épocas recientes que le diera mayor soporte a esta posición. Recientemente, Manabe et al. (2003) encontraron que la población neolítica Dawenkou (6-4.5 Ka) en el norte de China, posee características dentales sinodontes. Entonces si este patrón dental norasiático esta presente en una fecha tan temprana como 30 Ka (UC), a mediados del Holoceno (Dawenkou 6-5 Ka) y en la actualidad (muestras analizadas por Turner (1987; 1990), significa que existe una profunda continuidad regional. No obstante, este análisis da por hecho que UC posee una incuestionable afinidad sinodonte, aún sin incluir esta muestra en sus análisis y no tomando en cuenta que en un lapso de 24 Ka, es decir entre el 30 y 6 Ka, pudieron ocurrir eventos que distorsionaran sus interpretaciones.

El único análisis dental con fines comparativos entre UC y otras muestras de Asia, fue llevado a cabo por Turner (1985). Este autor mediante un análisis de MMD encontró que la dentición de UC es casi idéntica a la de los sinodontes y distinta de la de los humanos del Paleolítico Superior y del patrón dental de los europeos recientes. Según este autor (1985:37) los valores de distancia que corroboran su hipótesis son los siguientes: UC/Paleoindios MMD=-0.159; Amerindios MMD=-0.080; Cromagnon de USRR del Paleolítico Superior y Malta MMD=0.205; europeos modernos noroccidentales MMD=0.617. Pero una pregunta necesaria de acuerdo con estos resultados es ¿porque las frecuencias de UC son tan similares a los sinodontes si los rasgos necesarios para una clara diferenciación entre sinodontes y sundadontes no están presentes en UC? La respuesta apunta hacia la replicabilidad de lo datos obtenidos por Turner (1985) y su relación con el estado de conservación de las impresiones de UC usadas para el registro de los datos dentales. Brown (1998:260) sugirió que la *indudable* afinidad de UC con los sinodontes se ve oscurecida por la confiabilidad de los datos obtenidos por Turner de unas muestras poco preservadas. Con base en esta crítica, Turner realizó un nuevo registro en el año 2000, en conjunto con otros dos investigadores (D. Hawkey e Y. Manabe) para evaluar el error interobservador. Según Turner et al.

(2000) su nuevo registro corrobora totalmente su estudio previo, aún sin llevar a cabo la respectiva comparación poblacional. En realidad las frecuencias de este nuevo análisis son mucho más conservativas y sugieren que la variación dental de UC es diferente de lo que se había establecido anteriormente². De hecho, Turner et al. (2000:265) aceptan que “...informalmente, los homínidos de UC y los paleoindios retienen algunas características sundadontes pero una demostración confiable se ve obstaculizada por el pequeño tamaño de las muestras”.

Los resultados del presente estudio contradicen los hallazgos de Turner y colegas al mostrar que UC posee mayores relaciones biológicas con grupos afines con el Asia sudoriental, como Jomon, Burma, Filipinas, etc. y sus frecuencias dentales están más de acuerdo con una afinidad sundadonte. La Tabla 3 muestra lo débil del argumento de Turner al sugerir una *incuestionable* afinidad entre UC y las poblaciones del noreste de Asia (sinodontes). De acuerdo con Turner (1987; 1990) existen nueve rasgos que caracterizan a los sinodontes, de los cuales solo cuatro fue posible registrar en UC y solo dos poseen frecuencias similares a este patrón dental. Aparte los sundadontes fueron caracterizados usando cinco rasgos, de los cuales solo uno fue posible registrar en UC. Una mirada superficial podría de hecho sugerir que esta tabla demuestra una mayor afinidad entre UC y las poblaciones del noreste de Asia. No obstante, no es posible afirmar con tanta certeza que los homínidos de UC poseen una indudable afinidad sinodonte, basándose únicamente en la similitud de dos rasgos dentales. Resulta muy complicado y además irresponsable, atribuir a esta importante muestra de homínidos un estatus sinodonte con tan poca evidencia fáctica de soporte³. En contraposición, las Tablas 4 y 5 sustentan estadísticamente que la variación dental de UC es diferente a la de las demás poblaciones y que ningún grupo del noreste de Asia correspondiente a los sinodontes típicos posee algún tipo de relación, al menos dental, con UC. En concordancia la Figura 1 muestra una clara división geográfica de acuerdo con la morfología dental en Asia. La misma corresponde con las subdivisiones dentales sinodonte y sundadonte, en donde, los homínidos de UC poseen una afinidad con grupos del sudeste de Asia aunque su variación es mayor. La Figura 2 (DE) muestra una mejor diferenciación entre grupos del noreste y

² Esta es la razón por la cual en esta investigación el presente autor (Delgado-Burbano) no utilizó las frecuencias de Turner (1985) sino de Turner et al. (2000).

³ Este aspecto ha sido suficientemente discutido por antropólogos que han empleado el método ASUDAS en sus investigaciones. Scott y Turner (1997) han sugerido reiteradamente que una afinidad poblacional confiable se establece usando como “mínimo” siete rasgos dentales. Estos mismos investigadores han empleado el estadístico MMD el cual produce resultados confiables si se cumplen dos requerimientos básicos. El primero es que los rasgos no se correlacionen entre si y el segundo es a mayor número de rasgos empleados mayor confiabilidad de la asociación poblacional. Por lo tanto llama la atención que Turner et al. (2000) sugieran una muy confiable asociación basándose en solo dos rasgos dentales.

sudeste de Asia, respectivamente. En este caso UC se aleja más de los humanos anatómicamente modernos contemporáneos pero sin perder la afinidad con el sudeste de Asia, debido a su mayor cantidad de variación. La Figura 3 sigue aun mostrando que UC está más cerca del sudeste que del noreste de Asia y además sugiere que poblaciones afines con grupos sundadontes posiblemente entraron a sudamérica en tiempo prehispánicos.

Otros estudios dentales corroboran los resultados de la presente investigación. Matsumura y Hudson (2005) mostraron una marcada afinidad entre poblaciones Australo-Melanesias recientes y muestras tempranas del sudeste de Asia. Los autores encontraron que las características dentales de varias muestras asiáticas modernas del sudeste exhiben una mezcla de rasgos asociados con asiáticos del este y Australo-Melanesios. Así mismo, este estudio mostró que rasgos dentales métricos y no-métricos típicos del noreste de Asia comienzan a hacerse más frecuentes en poblaciones del sudeste de Asia como Ban Kao de Tailandia en el Holoceno medio. El conjunto de resultados permitió sugerir a los autores, entre otras cosas, que el sudeste de Asia estuvo una vez poblado por habitantes de origen Australo-Melanesio y que aproximadamente en el neolítico (Holoceno medio), a causa de la dispersión de la agricultura, grupos provenientes del sur de China comenzaron a desplazarse hacia el sudeste produciendo grandes cantidades de flujo génico y originando a gran escala la sinodontificación en el este de Asia (Manabe et al., 2002).

Algunos estudios sobre rasgos craneofaciales también han sugerido que la evidencia disponible no da cuenta de una amplia continuidad morfológico-evolutiva. Particularmente estos estudios no detectaron ninguna relación morfológica entre los homínidos de UC y poblaciones del noreste de Asia (Mongoloides típicos en la literatura clásica). Kamminga y Wrigth (1988) y Wright (1995) propusieron que el cráneo 101 es tan disimilar en términos de forma a las muestras mongoloides que es engañoso catalogarlo como Proto-Mongoloide, el cual por el contrario, muestra mayores similitudes con grupos de origen Australo-Melanesio, Africano y Caucásico. Brown (1992; 1998; 1999) sugiere que UC posee grandes diferencias con poblaciones recientes del oriente asiático como para proponer una larga secuencia evolutiva. Este autor plantea que rasgos como la altura facial, la forma de las orbitas, la morfología malar y las dimensiones de la bóveda, excluyen a UC de los asiáticos orientales modernos (Brown, 1999). Su estudio igualmente mostró por un lado que UC 101 posee estrechas relaciones con Jomon, aborígenes australianos modernos y muestras australianas pre-holocénicas y por el otro, poseen marcadas diferencias con grupos sinodontes del noreste de Asia y parte de los nativos americanos. Este autor sugiere que el rango de variación de UC al igual que Liujiang y Minatogawa 1 está por fuera del de las

poblaciones modernas y que la morfología distinta de UC es suficiente para dismantelar su estatus como Proto-Mongoloide. Cunningham y Wescott (2002) proponen que la reducción en la diversidad morfológica a finales del Pleistoceno en el este de Asia, daría cuenta de un reemplazo poblacional. De acuerdo con sus resultados, los miembros de UC fueron reemplazados por poblaciones del neolítico provenientes de China con mucha menos heterogeneidad biológica. Así, UC 101 se agrupa con Eastern Island, UC 102 con Blackfoot y Egipto y UC 103 con Tasmania. En ninguna comparación se evidenció alguna afinidad entre UC y grupos del noreste de Asia. Más recientemente, Cunningham y Jantz (2003) al realizar una comparación entre los miembros 101 y 103 de UC con varias muestras modernas, encontraron que el primero se relaciona mejor con poblaciones de Polinesia y el segundo posee mayores afinidades con poblaciones Australo-Melanesias. Este análisis tampoco detectó relación entre Zhoukoudian y poblaciones sindontes o sus derivados. Por el contrario, confirma previas investigaciones en donde UC posee mayores afinidades con Australo-Melanesios y sudafricanos (Wright, 1992).

En referencia a lo anterior y de acuerdo con la cantidad de evidencias craneofaciales y al igual que los datos dentales aquí presentados, es incorrecto sugerir que UC es un miembro más de la división dental sinodonte, que es prueba fiel del modelo de continuidad regional propuesto para la historia poblacional del este de Asia (Turner, 1985; Turner et al., 2000; Manabe et al., 2003) y que representa uno de los ancestros de todos los grupos actuales del noreste de Asia y de todas las poblaciones amerindias con afinidad sinodonte (Turner, 2006).

Variación dental en los homínidos de Zhoukoudian y sus implicaciones para el poblamiento del Nuevo Mundo

Neves y Pucciarelli (1989) muy acertadamente sugirieron que la comprensión del fenómeno del poblamiento americano primigenio depende en gran parte del mejor entendimiento de la evolución de nuestra especie en Asia. Los hallazgos dentales presentados aquí tienen implicancias directas para la colonización pleistocénica de América, ya que si UC no tiene ninguna relación con los sinodontes del noreste de Asia, sino con los sundadontes del sudeste, que de acuerdo con la hipótesis de inmigración son descendientes de una antigua población Australo-Melanesia (Matsumura y Hudson, 2005), es posible que la relación detectada previamente entre UC y los primeros americanos pre-clovis (Neves y Pucciarelli, 1998) y otros grupos tardíos que retienen esta morfología ancestral o *bauplan* (Lahr, 1995) desde la evidencia craneofacial, no sea una simple coincidencia. Si

los hallazgos de esta investigación son correctos, entonces UC está estrechamente relacionado con el sudeste de Asia y podrían representar uno de los antecesores de todas las poblaciones sundadontes que una vez poblaron Asia oriental y que posteriormente colonizaron el Nuevo Mundo a finales del Pleistoceno (entre 16 y 14 Cal. Ka). Este hecho daría soporte al modelo de colonización de dos componentes (Neves y Pucciarelli, 1991) y aumentaría la profundidad temporal para el poblamiento del Nuevo Mundo en concordancia con la evidencia arqueológica y genética vigente (Schurr, 2004; Watters y Stafford, 2007). De acuerdo con la Figura 3 algunas poblaciones del Nuevo Mundo, incluyendo los paleoindios, poseen grandes afinidades con poblaciones recientes del noreste de Asia. Este hecho por si solo contradice la hipótesis aquí esbozada. No obstante, existe una explicación que va más allá de la falta de asociación entre UC y grupos americanos, producto de una relación cercana. Una revisión de la cronología de las muestras dentales investigadas por Turner (1985; 1986; 1989) sugiere poca profundidad temporal, razón por la cual continúan exhibiendo una típica afinidad sinodonte. De hecho, Steele y Powell (1992) mostraron que los datos obtenidos por Turner (1983; 1986) supuestamente del horizonte paleoindio solo pertenecen al Holoceno medio y tardío. Este hecho demuestra que la falta de afinidad entre UC y América se relaciona directamente con la antigüedad de las muestras investigadas. Entonces, el hecho que los grupos amerindios desde el Holoceno medio presenten claras afinidades con los sinodontes del noreste de Asia no invalida la posibilidad que muestras de mayor antigüedad exhiban el patrón dental sud-Asiático. Efectivamente, Powell (1997) mostró como poblaciones representantes de los primeros americanos (i.e. Paleoamericanos de Lagoa Santa) exhiben el patrón dental sundadonte. Igualmente Turner et al. (2000:265) aceptan la posibilidad de que los Paleoindios presenten rasgos sundadontes. Aquí es necesario tener en cuenta que la cronología es solo una de las variables que intervienen en el tipo de afinidad entre poblaciones del nuevo mundo y Asia. Otros aspectos relevantes son la forma de poblamiento y la preservación de las muestras. Pucciarelli (2004) y Neves et al. (2007) explicaron detalladamente primero que la forma de preservación de las muestras es diferente en los dos hemisferios, produciendo efectos tafonómicos particulares, los cuales permitieron mayor preservación de restos óseos en sudamérica, correspondientes a la frontera Pleistoceno/Holoceno y segundo una ruta de migración circumpacífica explica porque muchos de los sitios sudamericanos son algunas veces más antiguos que los norteamericanos. Además permite explicar la presencia de grupos sundadontes en parte de Sudamérica (ver resultados más arriba, Lahr [1995] y Sutter [2005]) ya que al parecer se desplazaron por toda la costa Pacífica Norte y centroamericana y al

llegar al norte de Sudamérica entraron por los valles y la cadena montañosa andina, así como por la costa.

La evidencia dental reciente sugiere por un lado que la dentición de los nativos americanos es más variable de lo que previamente se había supuesto (Powell, 1995) y por el otro sugiere una notable diferenciación biológica entre los amerindios y sus putativos ancestros paleoindios, en contra de la marcada homogeneidad y similitud biológica esperada. Lahr (1995); Haydenblit (1996); Powell (1997) y Sutter (2005) encontraron pruebas de la presencia del patrón dental sundadonte en muestras paleoindias de Brasil y prehistóricas de Mesoamérica, de Tierra del Fuego-Patagonia y de los Andes sudcentrales. Esto significa que el patrón dental sinodonte no es omnipresente en toda América y que la dicotomía sundadonte/sinodonte propuesta por Turner no refleja toda la variación dental existente en Asia y América (Haydenblit, 1996; Sutter, 2005). La presencia de grupos sundadontes en sudamérica refleja mayor diversidad biológica que la explicable a través de una sola oleada migratoria y permite imaginar dos escenarios posibles: el primero insinúa la entrada de una serie de poblaciones del sudeste asiático en tiempos recientes, sin embargo mucho malabarismo migracionista y de aislamiento genético y geográfico es necesario para explicar la presencia del patrón sundadonte en el sub-continente en diferentes periodos del Holoceno temprano y tardío. Por el contrario, el segundo escenario plantea la posibilidad de la llegada de una o varias poblaciones provenientes del sudeste asiático cuando el patrón dental sinodonte aún no se había diseminado por todo el noreste de Asia, penetrando Norteamérica por una ruta cicumpacífica y llegando hasta sudamérica para distribuirse diferencialmente por todo el sub-continente. Entonces los resultados de esta investigación no están en oposición a los previos estudios craneofaciales sobre la posible relación entre UC y los Paleoamericanos. Este estudio confirma anteriores sugerencias sobre la presencia de poblaciones afines con los sundadontes en los Andes Sudcentrales Sudamericanos. Efectivamente, los presentes resultados encuentran exactamente las mismas asociaciones entre el sudeste de Asia (incluyendo UC) y Sudamérica detectadas por Sutter (2005). Estos datos, junto con otros estudios sobre rasgos craneofaciales (Lahr, 1995; González-José et al., 2003; Neves et al., 2007) sugieren que la morfología ancestral sudasiática pudo haber sobrevivido en Sudamérica hasta tiempos relativamente recientes. Asimismo esta investigación deja abierta la posibilidad para que futuros estudios que empleen muestras de diferente antigüedad y bien preservadas, sigan corroborando tanto una afinidad sundadonte para los primeros americanos y sus descendientes, así como una relación más cercana con los homínidos de UC y su posible postulación como una de las poblaciones antecesoras de los Paleoamericanos.

ASUDAS y su eficiencia en el registro de la variación fenotípica en poblaciones fósiles

Esta investigación también arrojó algunos resultados interesantes respecto de la variación biológica de las muestras estudiadas. La Tabla 5 y la Figura 1 muestran que de todas las poblaciones investigadas UC posee el coeficiente de correlación más alto en el primer componente. Esto sugiere alguna diferenciación entre los grupos humanos recientes y las poblaciones del Pleistoceno tardío. En esa misma dirección la Tabla 2 y la Figura 2 muestran que UC posee distancias euclidianas mayores respecto de todos los grupos analizados, incluso mayores que las presentadas por todos los grupos asiáticos modernos y contemporáneos. Esto puede tener implicaciones directas sobre el sistema de registro de los caracteres usados en la presente investigación y en consecuencia con la cantidad de variación biológica exhibida por las poblaciones analizadas. El método ASUDAS fue diseñado por Turner et al. (1991) después de registrar miles de individuos recientes de Asia y América para estudiar exclusivamente la variación dental en los humanos recientes (post-pleistocénicos). Sin embargo, también ha sido empleado con pocas precauciones para registrar la variación dental en humanos arcaicos y homínidos fósiles (Stringer et al., 1997; Tyrrel y Chamberlain, 1998; Bailey, 2000; Turner et al., 2000; Irish y Guatelli-Steinberg, 2003). Entonces, dado que la cantidad de variación biológica de los humanos recientes no es la misma que en las poblaciones fósiles, el método empleado minimiza sus diferencias. Esto sugiere que algunas de las posibles diferencias detectadas entre las poblaciones del este de Asia y UC pueden deberse a que poseen cantidades diferentes de variación y que el método morfológico-dental empleado no es sensible para detectarlas. De hecho, Brown (1999), Cunningham y Wescott (2002) y Cunningham y Jantz (2003) mostraron desde el punto de vista de la variación craneofacial, que los homínidos de UC presentan significativamente más variación que la exhibida por los humanos recientes. Ackerman (2002); Cunningham y Wescott (2002) y Pucciarelli (2007) mostraron como aspectos relacionados con las causas de la variación humana moderna oscurecen nuestras interpretaciones de su evolución fenotípica. Entonces es necesario tener en cuenta primero que: la homogeneidad intragrupal actual es un fenómeno relativamente reciente resultante de la expansión de una población neolítica y sus múltiples efectos y segundo que la comparación indiscriminada de poblaciones de diferente antigüedad y/o grupo taxonómico se ve oscurecida por la errónea suposición de que las diferentes poblaciones modernas y fósiles varían de la misma manera (Ackerman, 2002). Es necesario recordar por tanto, que esta clase de investigaciones debe ser vistas con precaución. Aún así, lo mencionado

anteriormente no invalida el presente estudio. Por el contrario, nos estimula a rediseñar los métodos existentes, a buscar otros más pertinentes o al menos a reconocer el margen de error de nuestras observaciones, en este caso, sobre la variación y los orígenes de nuestra especie.

CONCLUSIONES

1) Los resultados de este estudio contradicen la hipótesis de continuidad regional para la historia poblacional del este de Asia al mostrar que los homínidos de la Cueva Superior de Zhoukoudian en el norte de China no poseen relaciones biológicas con los grupos sinodontes actuales del este de Asia, sino con los sundadontes del sudeste. 2) Esta investigación proporciona argumentos en contra de la sugerencia de que UC es descendiente de una antigua población sinodonte y que un límite de 30 Ka debe corresponder con la transición sundadonte/sinodonte en el noreste de Asia (Turner, 1985; 1989; 2006). 3) En forma adicional, una marcada relación entre UC y poblaciones recientes sinodontes de las Américas (post 5 Ka) no puede ser establecida, ya que los primeros poseen una ascendencia biológica distinta y estrechas afinidades poblacionales con el Asia sudoriental y Australo-Melanesia, al igual que con los Paleoamericanos. 4) Se sugiere que los primeros americanos no pueden ser descartados como descendientes de las primeras poblaciones sundadontes como UC que poblaron el este de Asia. 5) Previas investigaciones sobre la relación entre sundadontes y muestras americanas, se ven corroboradas en el presente estudio, dado que algunos grupos prehispánicos de los Andes sud-centrales mostraron afinidades cercanas con grupos del sudeste de Asia y los homínidos de UC. 6) Es necesario tener precaución cuando se lleven a cabo comparaciones entre poblaciones con diferente cronología utilizando el método ASUDAS. 7) Se debe tener en cuenta que si bien los resultados de esta investigación son válidos, los lectores deben ser conscientes que los mismos se ven oscurecidos por la sub-representatividad de la muestra ($n = 3$).

AGRADECIMIENTOS

Quiero dar gracias al Dr. Yoshitaka Manabe (Departamento de Anatomía Oral, Escuela de Odontología, Universidad de Nagasaki, Japón) por el envío de los datos originales de su investigación dental en los tres miembros de UC. Igualmente deseo agradecer al Dr. Walter A. Neves (Laboratorio de Estudios Evolutivos Humanos, Instituto de Biociencias, Universidade de São Paulo, Brasil) por el envío de su importante información así como por alentar, discutir y criticar

mi investigación dental. Un especial agradecimiento al Dr. Javier Rosique (Departamento de Antropología, Universidad de Antioquia, Colombia) por el asesoramiento estadístico. Finalmente agradezco la labor editorial de los directores H.M. Pucciarelli y F. Carnese así como las sugerencias de dos evaluadores anónimos. Este artículo está dedicado a Franz X. Faust por su incondicional apoyo, aliento y amistad, pero sobre todo por su pasión en el estudio de los primeros americanos. A todos ellos, mis más sinceros agradecimientos. Todo error u omisión es entera responsabilidad mía.

BIBLIOGRAFIA CITADA

- Ackerman R (2002) Patterns of covariation in hominoid skeleton: implications for paleoanthropological models. *J. Hum. Evol.* 43:167-186.
- Bailey SA (2000) Dental morphological affinities among Late Pleistocene and recent humans. *Dent. Anthropol.* 14:1-8.
- Bellwood P (1996) Early agriculture and the dispersals of the southern Mongoloids. En Akazawa T y EJ Szathmáry (eds): *Prehistoric Mongoloid Dispersals*. Oxford, Oxford University Press, pp.287-302.
- Brace CL y Tracer DP (1992) Craniofacial continuity and change: A comparison of Late Pleistocene and Recent Europe and Asia. En Brauer G y FH Smith (eds): *Continuity or Replacement: Controversies in Homo sapiens Evolution*. Rotterdam Balkema, pp.439-471.
- Brown P (1992) Recent human evolution in east Asia and Australasia. *Phil. Trans. R. Soc. Lond B* 337:235-242.
- Brown P (1998) The first Mongoloids: another look at Upper Cave 101, Liujiang and Minatogawa 1. *Acta Anthropol. Sinica* 17(4):255-275.
- Brown P (1999) The first modern East Asians?: another look at Upper Cave 101, Liujiang and Minatogawa 1. En Omoto K (ed): *International Perspectives on the Origins of the Japanese*. Japón, International Research Center for Japanese Studies, pp.105-130.
- Coppa A, Cucina A, Lucci M, Mancinelli D y Vargiu R (2007) Origins and spread of agriculture in Italy: a nonmetric dental analysis. *Am. J. Phys. Anthropol.* 133: 918-930.
- Coppa A, Di Cinto F, Vargiu R, Lucci M y Cucina A (2001) Morphological dental traits to reconstruct phenetic relationships between Late Pleistocene-Ancient Holocene human groups from Eurasia and North Africa. *Am. J. Phys. Anthropol. Suppl.* 32:54.
- Cornell DL y Jantz RL (1997) The morphometric relationship of Upper Cave 101

- to modern *Homo sapiens*. *Am. J. Phys. Anthropol. Suppl.* 24:95.
- Cucina A, Luna F, Vargiu R y Coppa A (2003) Las poblaciones caribeñas desde el tercer milenio AC a la conquista española: las filiaciones biológicas desde la perspectiva antropológica dental. *Est. Antropol. Biol.* XI:913-927.
- Cunningham DL y Jantz RL (2003) The morphometric relationship of Upper Cave 101 and 103 to modern *Homo sapiens*. *J. Hum. Evol.* 45(1):1-18.
- Cunningham DL y Wescott DJ (2002) Within-group human variation in the Asian Pleistocene: the three Upper Cave crania. *J. Hum. Evol.* 42:627-638.
- Delgado-Burbano ME (2007) Population affinities of African Colombians to Sub-Saharan Africans based on dental morphology. *Homo* 58(4):329-356.
- Dodo Y, Ishida H y Saitou N (1992) Population history of Japan: a cranial nonmetric approach. En Akazawa T, K Aoki y T Kimura (eds): *The Evolution and Dispersal of Modern Humans in Asia*. Hokushen-sha Publishing Co., pp.479-492.
- González-José R, González-Martín A, Hernández M, Pucciarelli HM, Sardi M, Rosales A y van der Molen S 2003 Craniometric evidence for Paleoamerican survival in Baja California. *Nature* 425:62-65.
- Greenberg J, Turner CG II y Segura SL (1986) The settlement of the Americas: a comparison of the linguistic, dental and genetic evidence. *Curr. Anthropol.* 27 (5):477-488.
- Hanihara K (1968) Mongoloid dental complex in the permanent dentition. *Proceedings of the VIIIth International Congress of Anthropological and Ethnological Sciences*. Tokyo, pp.298-300.
- Hanihara T (1992) Dental and cranial affinities among the populations in East Asia and the Pacific: the basic populations of East Asia, IV. *Am. J. Phys. Anthropol.* 88:163-182.
- Hanihara T (1994) Craniofacial continuity and the discontinuity of Far Easterners in Late Pleistocene and Holocene. *J. Hum. Evol.* 27:417-441.
- Haydenblit R (1996) Dental variation among four prehispanic Mexican populations. *Am. J. Phys. Anthropol.* 100:225-246.
- Irish JD (1997) Characteristic high- and low-frequency dental traits in Sub-Saharan African populations. *Am. J. Phys. Anthropol.* 102:455-467.
- Irish JD (1998) Ancestral dental traits in recent Sub-Saharan Africans and the origin of modern humans. *J. Hum. Evol.* 34:81-98.
- Irish JD y Guatelli-Steinberg (2003) Ancient teeth and modern human origins: An expanded comparison of African Plio-Pleistocene and recent world dental samples. *J. Hum. Evol.* 45:113-144.
- Kamminga J y Wright RV (1988) The Upper Cave at Zhoukoudian and the origins of the Mongoloids. *J. Hum. Evol.* 17:739-767.

- Lahr MM (1995) Patterns of modern human diversification: implications for Amerindian origins. *Yrbk. Phys. Anthropol.* 38:163-198.
- Manabe Y, Kitagawa Y, Oyamada J y Rokutanda A (2002) Population history in the Japanese archipelago based on regional and temporal variations of dental morphology. *Dentistry in Japan* 38:9-16.
- Manabe Y, Oyamada J, Kitagawa Y, Rokutanda A, Kato K y Matsushita T (2003) Dental morphology of Dawenkou Neolithic population in North China: implications for the origin and distribution of Sinodonty. *J. Hum. Evol.* 45:369-380.
- Matsumura H y Hudson M (2005) Dental perspectives on the population history of Southeast Asia. *Am. J. Phys. Anthropol.* 127:182-209.
- Neves WA y Pucciarelli HM (1989) Extra-continental biological relationships of early American human remains: a multivariate analysis. *Ciencia e Cultura* 41:586-575.
- Neves WA y Pucciarelli HM (1991) Morphological affinities of the first Americans: an exploratory analysis based on early South American human remains. *J. Hum. Evol.* 21:261-273.
- Neves WA y Pucciarelli HM (1998) The Zhoukoudian Upper Cave skull 101 as seen from the Americas. *J. Hum. Evol.* 34:219-222.
- Neves WA, Hubbe M y Correal G (2007) Human skeletal remains from Sabana de Bogotá, Colombia: a case of Paleoamerican late survival in South America? *Am. J. Phys. Anthropol.* 133:1080-1098.
- Neves WA, Prous A, González-José R, Kipnis R y Powell J (2003) Early Holocene human skeletal remains from Santana do Riacho, Brazil: implications for the settlement of the New World. *J. Hum. Evol.* 45:19-42.
- Pietrusewsky M (1992) Japan, Asia and the Pacific: a multivariate craniometric investigation. En Hanihara K (ed): *Japanese as a Member of the Asian and Pacific Populations*. Kyoto, International Research Center for Japanese Studies, pp.9-52.
- Powell J (1995) Dental Variation and Biologic Affinity Among Middle Holocene Human Populations in North America. Ph. D. Dissertation. Texas, Texas A & M University.
- Powell J (1997) Variação dentária nas Américas: uma visão alternativa. *Revista USP* 34:82-95.
- Pucciarelli HM (2004) Migraciones y variación craneofacial humana. *Complutum* 15:225-248.
- Pucciarelli HM (2007) Aporte del método cráneo-funcional a la discusión del modelo migración-reemplazo sobre poblamiento humano moderno. *Arqueología*

- Suramericana 3(2):84-102.
- Pucciarelli HM, Sardi ML, Jiménez López JC y Serrano C (2003) Early peopling and evolutionary diversification in the Americas. *Quat. Inter.* 109-110:123-132.
- Renfrew C (1992) World languages and human dispersals: a minimalistic view. En Hall JA y IC Jarvie (eds): *Transitions to Modernity: Essays on Power, Wealth and Belief*. Cambridge, Cambridge University Press, pp.11-68.
- Schurr T (2004) The peopling of the Americas: perspectives from molecular anthropology. *Ann. Rev. Anthropol.* 33:551-583.
- Scott RG y Turner CG II (1997) The anthropology of modern human teeth: dental morphology and its variation in recent human populations. Cambridge, Cambridge University Press.
- Steele DG y Powell JF (1992) The peopling of the Americas: the paleobiological evidence. *Hum. Biol.* 63:301-336.
- Stringer CB (2000) Coasting out of Africa. *Nature* 405:24-26.
- Stringer CB (2002) Modern human origins: progress and prospects. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 357:563-579.
- Stringer CB, Humprey LT y Compton T (1997) Cladistic analyses of dental traits in recent humans using a fossil outgroup. *J. Hum. Evol.* 32:389-402.
- Sutter R (2005) The prehistoric peopling of South America as inferred from epigenetic dental traits. *Andean Past.* 7:183-217.
- Turner CG II (1983) Dental evidence for the peopling of the Americas. En Shutler R (ed): *Early Man in the New World*. Beverly Hills, Beverly Hills Sage Publications, pp.147-157.
- Turner CG II (1985) Dental search for Native American origins. En Kirk R y E Szathmáry (eds): *Out Asia: Peopling of the Americas and the Pacific*. Camberra, J. Pac. Hist., pp.31-78.
- Turner CG II (1986) The first Americans: the dental evidence. *National Geographic Research Reports* 2(1):37-46.
- Turner CG II (1987) Late Pleistocene and Holocene populations history of East Asia based on dental variation. *Am. J. Phys. Anthropol.* 73:305-321
- Turner CG II (1989) Teeth and prehistory in Asia. *Sci. Am.* 260(2):70-76.
- Turner CG II (1990) Mayor features of Sundadonty and Sinodonty, including suggestions about East Asian microevolution, population history, and Late Pleistocene relationships with Australian aboriginals. *Am. J. Phys. Anthropol.* 82:295-317.
- Turner CG II (2006) Dental morphology and the population history of the Pacific Rim and Basin: commentary on Hirofumi Matsumura and Mark J. Hudson. *Am. J. Phys. Anthropol.* 130:455-457.

- Turner CG II, Manabe Y y Hawkey D (2000). The Zhoukoudian Upper Cave dentition. *Acta Anthropol. Sinica* 19(4):253-268.
- Turner CG II, Nichol CR y Scott RG (1991) Scoring procedures for key morphological traits of the permanent dentition: The Arizona State University Dental Anthropology System. En Kelley MA y CS Larsen (eds): *Advances in Dental Anthropology*. New York, Willey-Liss, pp.13-31.
- Tyrrel AJ y Chamberlain AT (1998) Non-metric trait evidence for modern human affinities and the distinctiveness of Neanderthals. *J. Hum. Evol.* 34:549-554.
- Uchida A (1992) Intra-species Variation Among the Great Apes: Implications for Taxonomy of Fossil Hominoids. Ph. D. Dissertation. Harvard University.
- Watters MR y Stafford Jr TW (2007) Redefining the age of Clovis: implications for the peopling of the Americas. *Science* 315:1122-1126.
- Wright RVS (1992) Correlation between cranial form and geography in *Homo sapiens*: CRANID-a computer program for forensic and other applications. *Persp. Hum. Biol. Archaeol. Oceania* 27:105-112.
- Wright RVS (1995) The Zhoukoudian Upper Cave skull 101 and multiregionalism. *J. Hum. Evol.* 29:181-183.